

УДК 576.895.42 + 591.434.1

**ОСОБЕННОСТИ ПЕРИТРОФИЧЕСКОГО МАТРИКСА
В КИШЕЧНИКЕ САМОК КЛЕЩЕЙ РОДА *IXODES* (ACARI: IXODIDAE)**

© Л. А. Григорьева, Л. И. Амосова

Методами светооптической и электронной микроскопии исследовано образование перитрофического матрикса в кишечнике самок 5 видов иксодовых клещей *Ixodes pacificus*, *I. pavlovskyi*, *I. persulcatus*, *I. ricinus* и *I. scapularis* на разных сроках питания и после отпадения. Образование перитрофического матрикса начинается при попадании в полость кишки первых порций пищи, через 9–12 ч после прикрепления клеща. Обновление перитрофического матрикса происходит на протяжении всего периода питания, каждая новая генерация кишечных клеток синтезирует свой матрикс. Он откладывается на апикальной поверхности каждой клетки кишечника в начале дифференциации и функционирует до тех пор, пока живет клетка. Перитрофический матрикс разделяет области полостного и пристеночного пищеварения.

В пищеварительном тракте большинства насекомых и у некоторых видов иксодовых клещей имеется неклеточный слой, отделяющий эпителиальные клетки кишки от поглощаемой пищи. Этот слой было принято называть перитрофической мембраной. Термин «перитрофическая мембрана» ввел Бальбиани (Balbiani) в 1890 г. и описал эту структуру как «мембранозный мешок, который заключает порцию пищи в полости кишки» (цит. по: Jacobs-Lorena, Oo, 1996, с. 318–319). На сегодняшний день понятие «перитрофическая мембрана» заменено на «перитрофический матрикс» в связи с тем, что термин «мембрана» несет конкретную смысловую нагрузку, обозначая в цитологии плазматическую мембрану и мембраны других структурных компонентов. Для определения аморфной структуры перитрофического слоя больше подходит слово матрикс (Jacobs-Lorena, Oo, 1996; Shao et al., 2001).

У насекомых описаны два типа перитрофического матрикса: первый образуется большинством клеток кишки, а второй — специализированными клетками кардиального отдела передней кишки. Причем, перитрофический матрикс описан как у кровососущих, так и у некровососущих насекомых. Для иксодовых клещей понятие «перитрофическая мембрана» впервые применили Радзинска с соавторами (Rudzinska et al., 1982) в связи с описанием проникновения *Babesia microti* через нее. Способ образования этой структуры у клещей остается невыясненным.

Перитрофический матрикс (ПМ) принято рассматривать в качестве физиологического и механического барьера, обладающего избирательной проницаемостью, а также предохраняющего кишечный эпителий от повреждений частицами пищи (Zhu et al., 1991; Eisemann, Binnington, 1994; Tellam

et al., 1999; Tellam, Eisemann, 2000; Wang, Granados, 2001). У кровососущих членистоногих эти авторы придают ПМ значение морфофункционального барьера для возбудителей трансмиссивных болезней. В последние годы особенно активно обсуждается роль матрикса в процессах генерализации инфекций в организме иксодовых клещей как переносчиков *Babesia microti* (Rudzinska et al., 1982) и *Borrelia burgdorferi* s. l. (Zung, et al., 1989; Zhu et al., 1991, 1993).

В связи с тем, что в кишечнике иксодовых клещей на протяжении длительного периода питания происходят постоянные процессы роста кишки вследствие размножения клеток, а также смена морфофункциональных генераций клеток, принципиально важно проследить изменения ПМ. Целью нашей работы является исследование образования и изменений ПМ в связи с морфофункциональными изменениями клеточного состава кишки и кишечного содержимого на протяжении всего периода и после него.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Самки *Ixodes pacificus* Cool et Kohls, 1943, *I. pavlovskyi* Pom., 1946, *I. persulcatus* Schulze, 1930, *I. ricinus* (L., 1758) и *I. scapularis* Say, 1821 были получены из культуры в лаборатории паразитологии Зоологического института РАН. Для светооптических исследований изготавливали гистологические препараты. Для этого использовали голодных самок и самок на разных сроках питания (9—12 ч после присасывания и каждые последующие сутки в течение питания), а также самок через 3, 5, 10, 15, 20 и 33 сут после отпадения. Клещей вскрывали в фосфатном буфере (рН 7.4), желудок и пары дивертикулов, имеющие общие основания (1 + 2 + 3, 4 + 5, 6 + 7 пары), фиксировали в 9 %-ном формалине и спирт-формалине, а затем исследовали отдельно. Материал заливали в парафин через метилбензоат-целлоидин. Срезы, толщиной 5 мкм окрашивали азур-эозином, азаном по Гейденгайну, гематоксилин-эозином, а также выявляли двухвалентное железо по образованию турнбулевой сини.

Материал для электронно-микроскопических исследований фиксировали в 2 %-ном глутаральдегиде на 0.1 М фосфатном буфере с последующей дофиксацией 1 %-ной четырех окисью осмия. Дальнейшая обработка материала проводилась по стандартной методике. Заливочной средой служил эпон. Срезы изготавливали на ультратоме фирмы LKB, а затем исследовали на электронных микроскопах Tesla BS-500 и LEO-900.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В течение многодневного периода кровососания в кишечнике самок клещей рода *Ixodes* происходит смена нескольких генераций клеток, которые при светооптических исследованиях четко различаются и соответствуют пластам клеток, сходных морфофункционально (Григорьева, 2003). Кишечную стенку голодных самок образуют пищеварительные клетки нимфальной фазы и недифференцированные клетки, ПМ отсутствует. Как показывают светооптические исследования через 9—12 ч после прикрепления клеща на поверхности пищеварительных клеток идентифицируется слой ПМ (рис. 1, см. вкл.). ПМ пищеварительных клеток, расположенных рядом, выглядит единым рыхлым слоем, отделяющим слабо эозинофильно-окра-

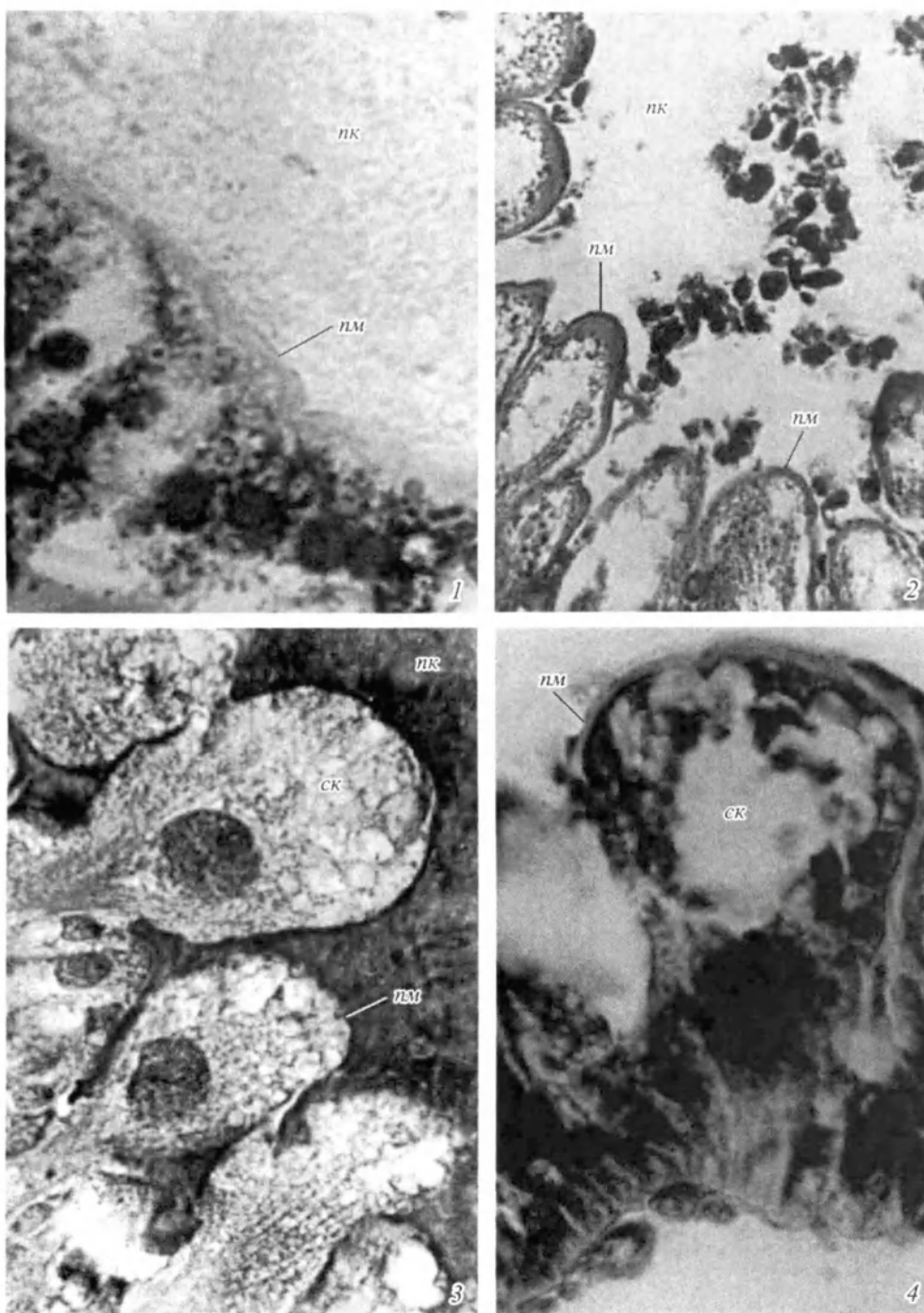


Рис. 1—4. Перитрофический матрикс в кишечнике самок клещей рода *Ixodes*.
 1 — *Ixodes pacificus*: 12 ч питания (азур-эозин, $\times 1500$). 2 — *I. pacificus*: 1.5 сут питания (азан по Гейденгайну, $\times 945$). 3 — *I. ricinus*: 64 ч питания (азан по Гейденгайну, $\times 945$). 4 — *I. pacificus*: 3.5 сут питания (азур-эозин, $\times 945$). ПК — просвет кишечника, ПМ — перитрофический матрикс, СК — секреторная клетка.

The peritrophic matrix in the midgut of tick females of the genus *Ixodes*.

шивающееся содержимое кишечной полости (тканевая жидкость, экссудат) от апикальной поверхности клеток. Этому предшествует появление в цитоплазме клеток возле апикальной поверхности азурофильной зернистости. Недифференцированные клеточные элементы не имеют на своей поверхности ПМ.

По данным электронной микроскопии через 1 сут после начала питания *I. persulcatus* на поверхности клеток эпителия, обращенной в просвет кишки, появляется вещество очень высокой электронной плотности (рис. 5). Отложение вещества происходит одновременно вдоль эпителиального пласта, поскольку наряду с клетками, покрытыми этим веществом, в пределах одного ультратонкого среза наблюдаются и клетки, апикальная поверхность которых свободна от него. В тех случаях, когда плотный материал присутствует, он образует сплошной слой, толщина которого совпадает с длиной микроворсинок на поверхности клеток, причем последние оказываются окруженными данным веществом (рис. 5). Клетки, содержащие на поверхности плотный материал, по ультраструктуре отличаются от остальных клеток кишечного эпителия. В их апикальной цитоплазме наблюдаются окруженные мембраной пузырьки, содержимое которых по электронной плотности совпадает с плотностью описываемого поверхностного слоя; отмечено соединение мембраны пузырьков с поверхностной мембраной клетки (рис. 5). В более глубоких слоях цитоплазмы можно видеть скопления пузырьков, обладающих теми же ультраструктурными характеристиками. В клетках, на поверхности которых электронноплотное вещество отсутствует, такие пузырьки не содержатся.

Через 1.5–2 сут после прикрепления пищеварительные клетки значительно увеличиваются в размерах, приобретая столбчатую или булавовидную форму. Их апикальная поверхность покрыта толстым слоем ПМ, интенсивно окрашивающимся в яркий голубой цвет азокармином по Гейденгайну (рис. 2). При исследовании ультраструктуры средней кишки через 2 сут после прикрепления клеща к телу хозяина в ее просвете обнаружен ПМ, покрывающий всю поверхность эпителия (рис. 6). Его толщина колеблется от 0.3 до 6 мкм. Он имеет умеренную электронную плотность, несколько более высокую, по сравнению с содержимым кишечника. Электронная плотность в пределах ПМ распределяется неравномерно, так что ее часть, ближайшая к просвету кишечника является более плотной. Толщина этой части матрикса 0.1–0.75 мкм. При больших увеличениях в ПМ выявляются гранулярная и фибриллярная структуры (рис. 7). В апикальной части цитоплазмы большинства эпителиальных клеток наблюдаются многочисленные окаймленные и электронноплотные, ограниченные мембраной пузырьки (рис. 7).

На 2–2.5 сут питания кишечный пласт составляют секреторные и недифференцированные клетки «регенерационных гнезд». На этих же сроках в области апикальной поверхности секреторных клеток отмечены появление азурофильной зернистости и отложение тонкого голубого слоя ПМ при окрашивании азаном по Гейденгайну (рис. 3). На 3.5–4 сут питания ПМ на поверхности секреторных клеток желудка выглядит бледно-голубым, толстым и разбухшим (рис. 4). В дивертикулах происходят аналогичные процессы, но они запаздывают примерно на 12–24 ч (рис. 8, 9).

Пищеварительные клетки первой генерации начинают функционировать в средней кишке на 4–4.5 сут после отторжения в просвет кишки секреторных клеток (рис. 10). С этим процессом связано, вероятно, начало полостного пищеварения. Вещество ПМ на апикальной поверхности пищевари-

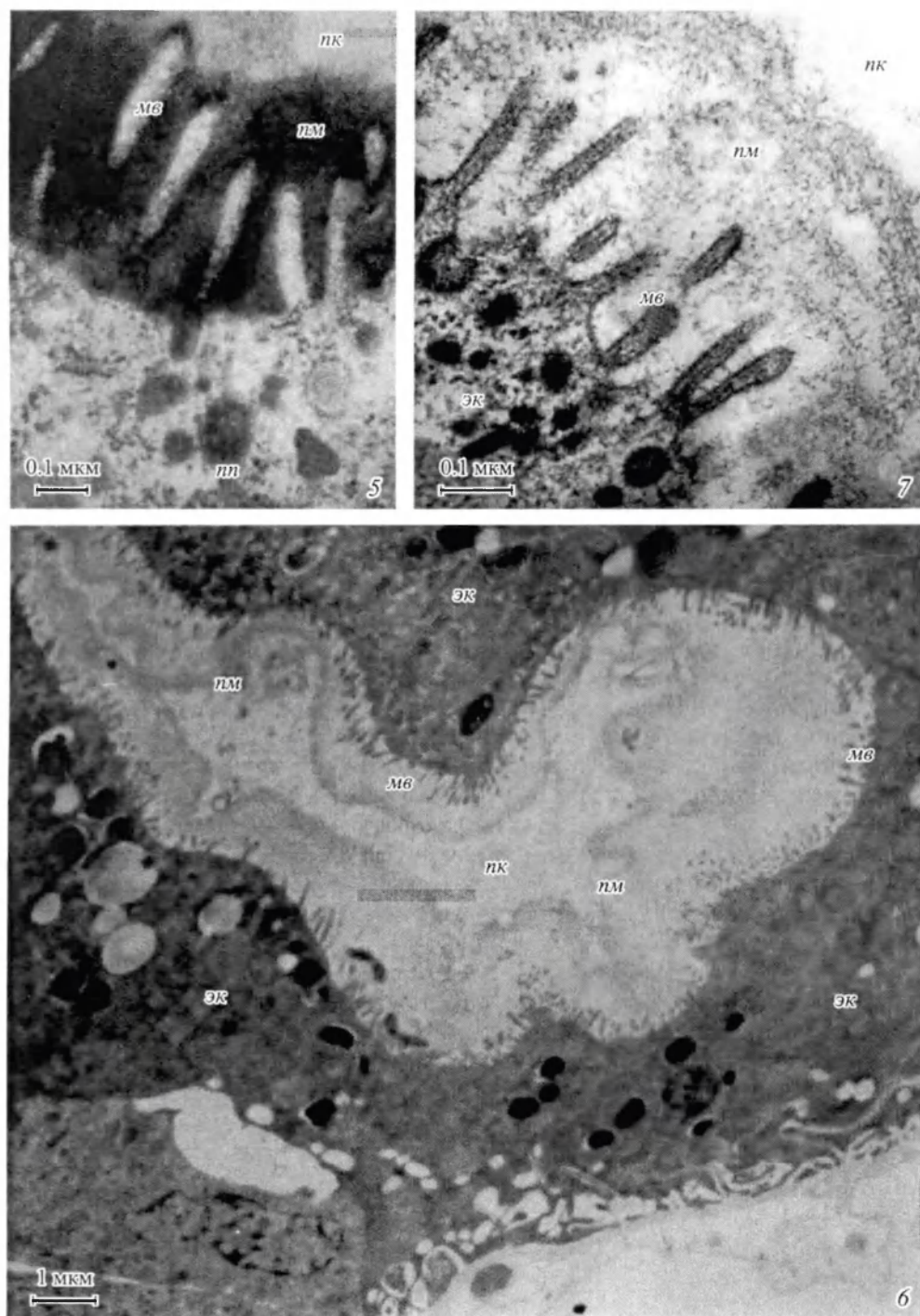


Рис. 5—7. Перитрофический матрикс в кишечнике самок клещей рода *Ixodes*.
 5 — *I. persulcatus*: 1 сут питания. 6, 7 — *I. persulcatus*: 2 сут питания. МВ — микроворсинки, ПМ — пузырьки с электронноплотным содержимым, ЭК — клетка кишечного эпителия. Остальные обозначения, как на рис. 1—4.

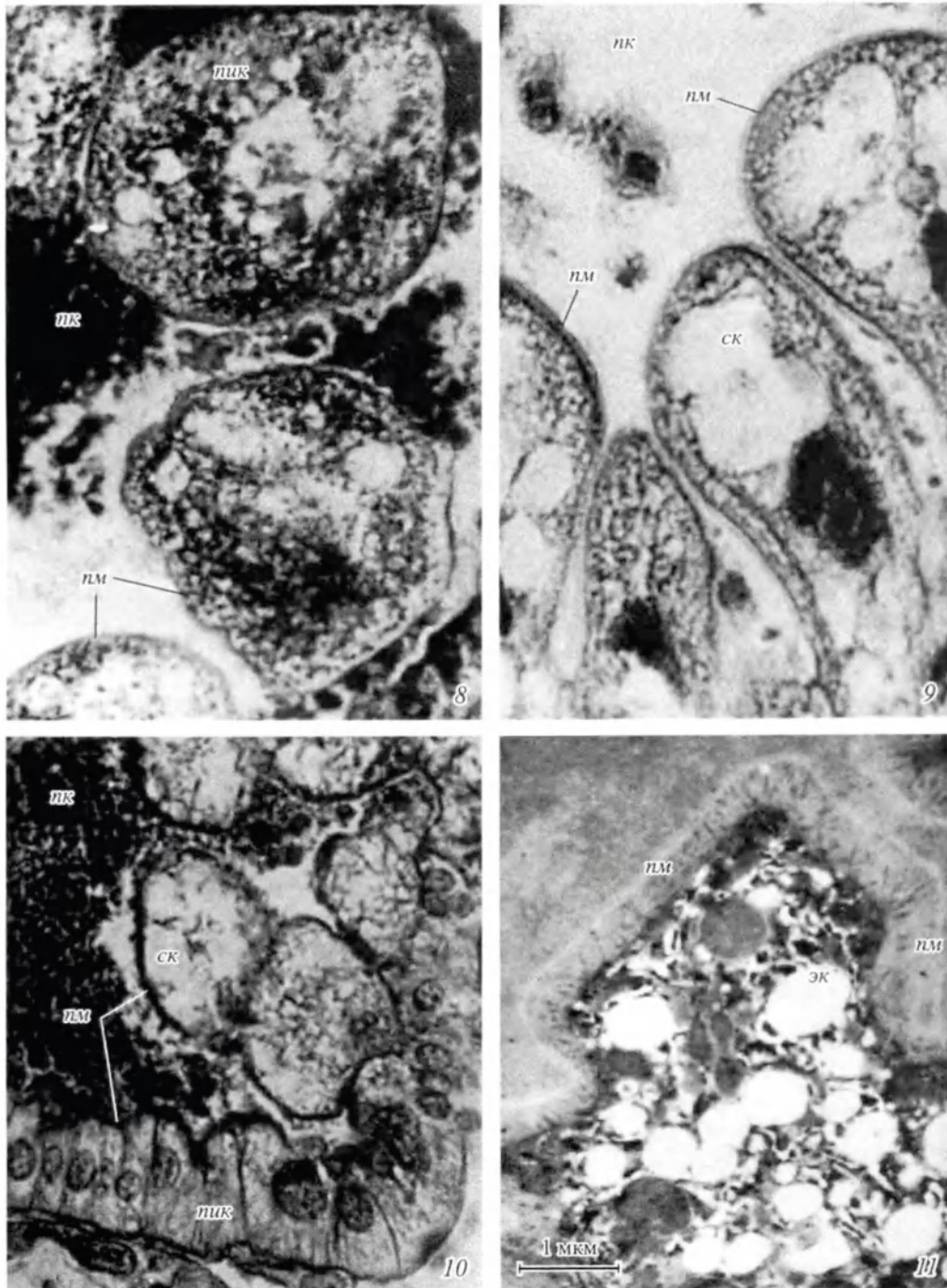


Рис. 8—11. Перитрофический матрикс в кишечнике самок клещей рода *Ixodes*.

8 — *I. ricinus*: 3.5 сут питания (азур-эозин, $\times 945$). 9 — *I. pacificus*: 4.5 сут питания (окраска на турнбулеву синь, $\times 945$). 10 — *I. ricinus*: 4.5 сут питания (азан по Гейденгайну, $\times 945$). 11 — *I. persulcatus*: 3 сут питания.

ПК — пищеварительная клетка. Остальные обозначения, как на рис. 1—7.

тельных клеток 1-й генерации появляется, так же как и у секреторных клеток. Азурофильная зернистость цитоплазмы в области апикальной поверхности клеток предшествует отложению ПМ. Эти процессы наблюдаются при образовании ПМ у пищеварительных клеток 2-й (рис. 12), 3-й (рис. 13) и 4-й (рис. 16) генераций. Пищеварительные клетки нимфальной фазы, секреторные и пищеварительные клетки четырех генераций у самок образуют ПМ, наличие которого свидетельствует о зрелости и функциональной активности клетки. Отложение вещества ПМ наблюдается на апикальной поверхности клеток, граничащей с содержимым кишки. У молодых недифференцированных клеток он не идентифицируется. Азурофильная зернистость вблизи апикальной поверхности у молодых дифференцированных клеток предшествует отложению азурофильного вещества ПМ. Непродолжительный период времени можно наблюдать зернистость и тонкий слой матрикса. У зрелых функционирующих клеток он представляет собой плотно прилегающий к поверхности слой каждой клетки, а у старых — толстый, разбухший. Иногда можно наблюдать его отслаивание. ПМ не является единым слоем, функционирующим на протяжении всего питания клеща. Он образуется всеми клетками каждой генерации заново, функционирует на поверхности клеток, по мере их старения утолщается как бы разбухая, и отторгается вместе с этими же клетками в просвет кишки. Таким образом, каждая новая генерация кишечных клеток формирует свой ПМ.

Изменения в структуре ПМ обнаружены и при применении электронной микроскопии. При исследовании средней кишки через 3 сут после начала кровососания и на более поздних стадиях питания (5 и 6 сут) ПМ имеет электронную плотность более низкую, чем содержимое кишечника, и выглядит как светлая полоса на темном фоне (рис. 11), имеющая толщину 0.04—0.4 мкм и располагающаяся на расстоянии 0.2—2.1 мкм от апикальной поверхности клеток. Через 7—8 сут после прикрепления ПМ выглядит как светлый гомогенный слой тонкогранулярного вещества на поверхности клеток, окружающий гетерогенное содержимое кишечника. Перед отпадением клеща (через 10 сут после прикрепления) электронная плотность и ультраструктура ПМ сходны с наблюдавшимися на начальных этапах питания (рис. 15). ПМ состоит в основном из тонкогранулярного материала, в котором содержатся фибриллы, лежащие беспорядочно (рис. 14). Толщина слоя матрикса колеблется от 0.5 до 0.9 мкм, толщина поверхностного, более плотного слоя — 0.1—0.3 мкм. На всех изученных этапах питания, за исключением самых ранних (1 сут после прикрепления), ПМ присутствует на поверхности эпителиальных клеток средней кишки независимо от их ультраструктуры и функционального состояния и наблюдается в просвете кишки как над секреторными клетками (рис. 11), так и над клетками, осуществляющими внутриклеточное пищеварение (рис. 7, 14, 15).

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате детального исследования материала удалось выяснить, что ПМ отсутствует у голодных самок клещей изученных видов рода *Ixodes* и начинает образовываться на поверхности клеток в средней кишке через 9—12 ч после прикрепления и через 24 ч в дивертикулах. Наши данные соответствуют результатам зарубежных исследователей: в кишечнике самок *I. ricinus* ПМ образуется через 18 ч после присасывания (Zhu et al., 1991), а у *I. scapularis* — не позднее, чем через 24 ч (Rudzinska et al., 1982).

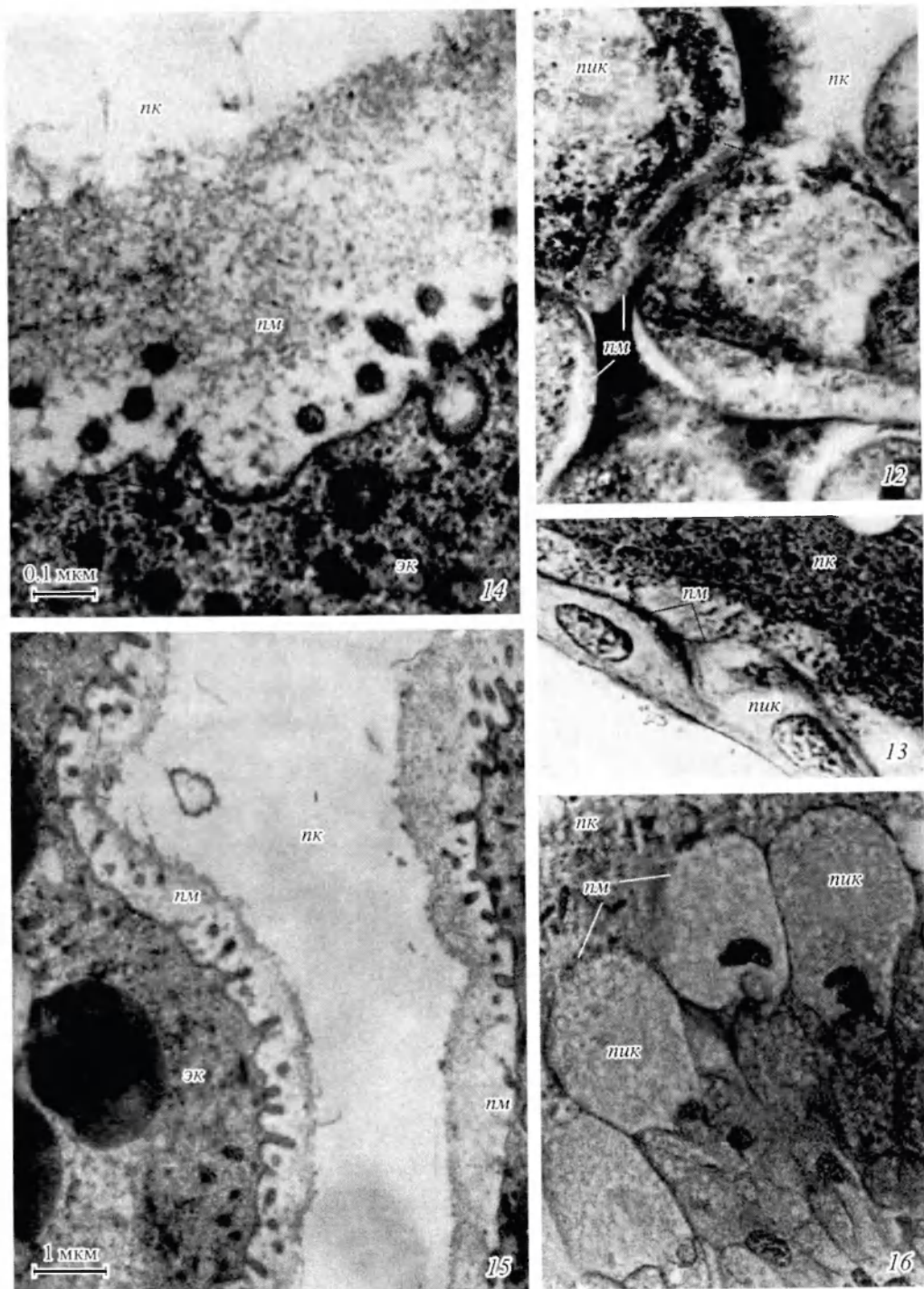


Рис. 12—16. Перитрофический матрикс в кишечнике самок клещей рода *Ixodes*.
 12 — *I. ricinus*: 6,5 сут питания (азур-эозин, $\times 1500$). 13 — *I. ricinus*: 7 сут питания (азан по Гейденгайну, $\times 1500$). 14 — *I. persulcatus*: 10 сут питания (азур-эозин, $\times 600$). 15, 16 — *I. persulcatus*: 10 сут питания. Остальные обозначения, как на рис. 1—11.

Благодаря применению электронной микроскопии удалось проследить образование ПМ. Ультраструктуры матрикса и апикальной цитоплазмы клеток кишечного эпителия позволяют предположить участие этих клеточных элементов в его откладке. Материал матрикса, по-видимому, выводится из клеток в виде мелких электронно-плотных пузырьков, ограниченных мембраной. Вероятно, пузырьки образуются в аппарате Гольджи, однако нам не удалось обнаружить в более глубоких слоях цитоплазмы эти органоиды, имеющие типичное строение, но неоднократно можно было видеть скопления электронно-плотных пузырьков и гранул разного диаметра, которые, возможно, и представляют видоизмененные аппараты Гольджи. Из литературы (Locke, Huie, 1977) известно, что этот органоид в клетках членистоногих часто имеет нетипичную структуру и для его выявления требуется применение специальных методик.

Формирование ПМ у самок изученных видов во многом сходно с образованием ПМ первого типа у насекомых, для которых этот процесс прослежен на ультраструктурном уровне. У гематофагов, в том числе комаров (Bernier et al., 1983; Perrone, Spielman, 1988), москитов (Gemetchu, 1974) и некоторых других (Ramos et al., 1994; Jacobs-Lorena, Oo, 1996; Tellam et al., 1999) отмечены изменения в тонком строении клеток кишечного эпителия, аналогичные наблюдавшимся у самок изученных видов рода *Ixodes*, — увеличение количества цистерн ГЭР и присутствие в апикальной цитоплазме секреторных пузырьков и гранул, различных по ультраструктурным характеристикам. Предполагается (Jacobs-Lorena, Oo, 1996; Shao et al., 2001), что сигналом к началу секреторной деятельности клеток или к выведению секрета является растяжение кишечника, а не поступление крови. Наши наблюдения подтверждают эти предположения, поскольку известно (Балашов, 1998), что в начале питания многие иксодовые клещи поглощают не цельную кровь, а тканевый экссудат и другие компоненты из очага воспаления. Кроме того, в связи с постоянными процессами роста клеточного пласта кишки образование ПМ, вероятно, соответствует началу дифференциации клеток.

Ранее зарубежные авторы (Diehl et al., 1996) по результатам электроно-микроскопических исследований предполагали, что в образовании ПМ участвуют микроворсинки клеток. Наши данные также подтверждают это мнение, так как первые отложения пузырьков с электронно-плотным содержимым, аналогичным веществу ПМ, начинают появляться именно в области микроворсинок щеточной каймы, так что последние оказываются окруженными этим веществом (рис. 5).

Кишечник клеща значительно увеличивается в размерах за время питания. Особенно интенсивно деление клеток происходит на стадии медленного питания, продолжающейся от 1 до 5–7 сут. За этот период только длина дивертикулов увеличивается в 12–20 раз, с 500–1000 мкм — у голодных самок до 10 000–12 000 мкм — у напивавшихся. В связи с этим обстоятельством следует считать, что отложение ПМ происходит в течение всего периода кровососания, а однократное образование ПМ в начале питания с последующим растяжением его поступающей в кишку кровью невозможно. Подтверждением тому является также и увеличение толщины ПМ к концу кровососания. Частичное растяжение ПМ, вероятно возможно, особенно на стадии быстрого питания, когда за последние 1.5–2 сут в кишку поступает последняя порция крови.

Образование ПМ на поверхности каждой клетки кишечника происходит автономно, и функционирует он пока живет сама клетка. В связи

с этим следует предполагать, что образование ПМ происходит на протяжении всего периода питания (на поверхности пищеварительных клеток нимфальной фазы, секреторных клеток, пищеварительных клеток 1, 2 и 3 генераций) и частично после него (на поверхности пищеварительных клеток 4 генерации). Процессы образования ПМ на протяжении всего периода питания мы наблюдали на гистологических препаратах. Обнаружение подобных мест при электронно-микроскопических исследованиях значительно затрудняется большими размерами кишки, увеличением кровяного содержимого в ее полости, а также диффузным расположением «регенерационных гнезд», в области которых происходят образование клеток новых генераций и начальные этапы их дифференциации с отложением вещества ПМ.

В промежуточные периоды, когда еще функционируют клетки предыдущей генерации и уже начинают дифференцироваться клетки следующей, можно наблюдать разные стадии формирования и функционирования ПМ на поверхности клеток (рис. 3, 10). Своеобразная асинхронность откладки материала ПМ в пределах эпителиального пласта объясняется тем, что образование матрикса происходит параллельно с интенсивными процессами роста кишки и клеточной дифференциации, характерными для всего многодневного периода питания клеща.

Наибольший период функционирования ПМ наблюдался у пищеварительных клеток последней, 4-й генерации. Вещество ПМ идентифицировали через 30 сут после отпадения самок клещей. Для напивавшихся нимф *I. ricinus* Жу с соавторами (Zhu et al., 1991) также отмечают функционирование ПМ в течение 30 сут после отпадения.

Как показали наши электронно-микроскопические исследования, ПМ имеет в основном гомогенную тонкогранулярную структуру, хотя в его состав входят и немногочисленные микрофибриллы, особенно хорошо выраженные в начале и в конце питания. Возможно, микрофибриллы состоят из хитина, который входит в состав ПМ обоих типов у насекомых (Shao et al., 2001). Сходная однородная структура наблюдалась в ПМ и у *I. ricinus* в течение всего периода кровососания, однако после отпадения клеща, ПМ становился менее гомогенным и приобретал слоистый, а затем губчатый характер (Zhu et al., 1991). В настоящем исследовании отмечен значительный полиморфизм в ультраструктуре ПМ на разных сроках кровососания. Возможно, изменения в ультраструктуре ПМ связаны с изменением функциональной роли этого образования в разные периоды переваривания крови. В течение первой половины питания переваривание происходит за счет ферментов, образующихся в секреторных клетках и выделяющихся в полость кишки (Балашов, 1998), в то время как на более поздних этапах питания и после отпадения преобладает внутриклеточное пищеварение. Можно предположить, что в период преобладания полостного пищеварения ПМ играет в основном роль защитного образования, предохраняющего поверхность кишечного эпителия от действия гидролитических ферментов. Появление пористой структуры после окончания кровососания, возможно, позволяет компартментализировать просвет средней кишки. ПМ разделяет его на эндоперитрофическое пространство, в котором продолжается деятельность пищеварительных ферментов, и экзоперитрофическое пространство, куда через пористый ПМ проникают фрагменты частично расщепленных компонентов крови, переваривание которых завершается внутриклеточно. Предположения о такой роли ПМ у насекомых, основанные на данных о его избирательной проницаемости и различиях в размерах молекул в эн-

до- и экзоперитрофическом пространствах, высказывались в литературе (Jacobs-Lorena, Oo, 1996).

Следует, однако, обратить внимание на тот факт, что описанные для насекомых ПМ и полостное пищеварение не аналогичны тем, что имеются у иксодидных клещей (Sonenshine, 1991), в том числе и у изученных видов клещей рода *Ixodes*. У клещей пищеварение смешанного типа, причем, основная роль в усвоении пищи принадлежит внутриклеточному пищеварению (Атлас..., 1979). ПМ не является перманентной структурой, он образуется и функционирует пока функционируют клетки каждой генерации. В связи с этим и функциональное назначение матрикса клещей, вероятно, отличается от ПМ насекомых, образуемого однократно специализированными клетками кардиального отдела желудка или всеми клетками кишки и функционирующего непродолжительный период. Кроме того, четко выраженная фибриллярная структура ПМ насекомых, позволяющая извлекать его из кишечника как мешковидное образование, также показывает его отличие от матрикса клещей, который морфологически и функционально связан с определенной генерацией клеток.

ПМ у изученных видов, возможно, выполняет защитную функцию, предохраняя поверхности молодых клеток кишечного пласта от действия протеолитических ферментов, выделенных секреторными клетками на 2.5—4 сут.

В результате настоящего исследования на самках 5 видов иксодовых клещей (*Ixodes pacificus*, *I. pavlovskyi*, *I. persulcatus*, *I. ricinus* и *I. scapularis*), а также более ранних исследований зарубежных авторов на *I. ricinus* (Zhu et al., 1991) и *I. scapularis* (Rudzinska et al., 1982) установлено, что у этих видов клещей на поверхности кишечных клеток образуется ПМ. У представителей всех изученных видов ПМ имеет сходную структуру и аналогичный способ образования. Как позволяет судить детальное исследование ультратонкого строения клещей подсем. *Amblyomminae* на примере *Hyalomma asiaticum* Schulze et Schlottke, 1929 (Атлас..., 1979), они подобного образования не имеют. Возможно, объяснение этому факту следует искать в соотношении полостного и внутриклеточного пищеварения, а также в характере внутриклеточного пищеварения у представителей этих двух подсемейств. У изученных видов цельные эритроциты начинают поступать в кишечник из очага питания уже на 2—2.5 сут после прикрепления. До этого периода в кишечник поступают транссудат, экссудат и гранулоциты. Гемолиз эритроцитов происходит в полости кишки, особенно интенсивно на 2.5—3 сут с отпадением секреторных клеток и выходом пищеварительных ферментов. Зона гемолиза четко выявляется в реакции на двухвалентное железо с образованием турбулевой сини, она располагается в области контакта пищевого кома с апикальной поверхностью кишечных клеток, как секреторных, так и пищеварительных. Причем, пищевой ком от клеток отделяет ПМ. Таким образом, можно предположить, что ПМ, обладая избирательной проницаемостью, обусловленной фибриллярной структурой, регулирует размеры пищевых компонентов в экзоперитрофическом пространстве, в котором можно предполагать существование пристеночного пищеварения. Кроме того, отсутствие фагоцитоза у *I. pacificus*, *I. pavlovskyi*, *I. persulcatus*, *I. ricinus* и *I. scapularis* (Григорьева, 2003) и интенсивный фагоцитоз на стадии медленного питания у *H. asiaticum* (Атлас..., 1979) также указывают на значение ПМ в пристеночном пищеварении у иксодидов. О тесной связи ПМ с полостным пищеварением говорит преобладание этого процесса в пищеварении насекомых и одновременно более выраженная, плотная фибриллярная структура ПМ.

Нам представляется, что обсуждаемый в литературе вопрос о роли ПМ в предупреждении генерализации возбудителей трансмиссивных инфекций в организме *I. ricinus* (Zhu et al., 1991) и *I. scapularis* (Zung et al., 1989) значительно преувеличен. Наши ранние исследования локализации *Borrelia burgdorferi* s. l. в организме *I. persulcatus* (Балашов и др., 1997, 1998; Амосова, 2000) показывают, что возбудители легко проникают через ПМ, а затем мигрируют по межклеточным пространствам еще до отпадения секреторных клеток и изменения pH кишечной среды вследствие выделения гидролаз. Кроме того, исследования зарубежных авторов (Jacobs-Lorena, Oo, 1996; Shao et al., 2001) указывают на способности возбудителей преодолевать подобные барьеры, обладая системой ферментов, таких как хитиназы у *Plasmodium*, или специализированными органеллами, как у *Babesia microti* (Rudzinska et al., 1982).

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (Инициативный грант № 02-04-48666) и грант НШ — 1664 2003.4.

Список литературы

- Амосова Л. И. Электронно-микроскопическое исследование боррелий в организме самок иксодового клеща *Ixodes persulcatus* // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 3. С. 234—240.
- Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей. Ред. Ю. С. Балашов. Л., 1979. 256 с.
- Балашов Ю. С. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. С.-Петербург, 1998. 287 с.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А., Оливер Дж. Х. Локализация боррелий в организме клеща *Ixodes persulcatus* на разных стадиях развития // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 2. С. 97—103.
- Балашов Ю. С., Амосова Л. И., Григорьева Л. А. Трансовариальная и трансфазовая передачи боррелий таежным клещом *Ixodes persulcatus* (Ixodidae) // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 6. С. 489—494.
- Григорьева Л. А. Морфофункциональные изменения средней кишки самок клещей рода *Ixodes* (Acarina: Ixodidae) во время и после питания // Паразитология. 2003, вып. 37. № 3. С. 177—184.
- Berner R., Rudin W., Hecker H. Peritrophic membranes and protease activity in the midgut of the malaria mosquito, *Anopheles stephensi* (Liston) (Insecta: Diptera) under normal and experimental conditions // J. Ultrastr. Res. 1983. Vol. 83. P. 195—204.
- Diehl P. A., Gern L., Vlimant M. The ultrastructure of the gut and the peritrophic membrane in females of the tick *Ixodes ricinus* // XX Intern. Congress of Entomology. Firenze, Italy, August 25—31. 1996. Proceeding. P. 136.
- Eisemann C. H., Binnington K. C. The peritrophic membrane: its formation, structure, chemical composition and permeability in relation to vaccination against ectoparasitic arthropods // Int. J. Parasitol. 1994. Vol. 24, N 1. P. 15—26.
- Gemetchu T. The morphology and fine structure of the midgut and peritrophic membrane of the adult female, *Phlebotomus longipes* Parrot and Martin (Diptera: Psychodidae) // Ann. Trop. Med. Parasit. 1974. Vol. 68. P. 111—124.
- Jacobs-Lorena M., Oo M. M. The Peritrophic Matrix of Insects // The Biology of Disease Vectors. Ed. B. Beaty, W. C. Marquardt. University Press of Colorado. 1996. P. 318—332.
- Locke M., Huie P. Bismuth staining of the Golgi complexes is a characteristic arthropod feature lacking in *Peripatus* // Nature. 1977. V. 270, N 3. P. 341—343.
- Perrone J. B., Spielman A. Time and site of the peritrophic membrane of the mosquito *Aedes aegypti* // Cell. Tissue Res. 1988. Vol. 352. P. 473—478.
- Ramos A., Mahowald A., Jacobs-Lorena M. Peritrophic matrix of the black fly *Simulium vittatum*: formation, structure, and analysis of its protein components // J. Exp. Zool. 1994. Vol. 268. P. 269—281.

- Rudzinska M. A., Spielman A., Lewengrub S., Piesman J., Karakashian S. Penetration of the peritrophic membrane of the tick by *Babesia microti* // *Cell Tissue Res.* 1982. Vol. 221. P. 471–481.
- Shao L., Devenport M., Jacobs-Lorena M. The peritrophic matrix of hematophagous insects // *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 2001. Vol. 47, N 2. P. 119–125.
- Sonenshine D. *Biology of ticks.* Oxford. 1991. Vol. 1. 472 p.
- Tellam R. L., Eisemann C. Chitin is only a minor component of the peritrophic matrix from larvae of *Lucilia cuprina* // *Insect Biochem. Mol. Biol.* 2000. Vol. 30, N 12. P. 1189–1201.
- Tellam R. L., Wilffels G., Willadsen P. Peritrophic matrix proteins // *Insect Biochem. Mol. Biol.* 1999. Vol. 29, N 2. P. 87–101.
- Zhu Z., Gern L., Aeschlimann A. The peritrophic membrane of *Ixodes ricinus* // *Parasitol Res.* 1991. Vol. 77, N 6. P. 635–641.
- Zhu Z., Gern L., Aeschlimann A. A preliminary observation on the peritrophic membrane atrophy in engorged nymphal *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) using light and electron microscopes // *Bulletin de la Societe neuchateloise des Sciences naturelles.* 1993. T. 116. F. 2. P. 15–23.
- Zung J. L., Lewengrub S., Rudzinska M. A. Fine structural evidence for the penetration of the Lyme disease spirochete *Borrelia burgdorferi* through the gut and salivary tissues of *Ixodes dammini* // *Can. J. Zool.* 1989. Vol. 67. P. 1737–1748.
- Wang P., Granados R. R. Molecular structure of the peritrophic membrane (PM): identification of potential PM target sites for insect control // *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 2001. Vol. 47, N 2. P. 110–118.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 21.04.2003

PECULIARITIES OF THE PERITROPHIC MATRIX IN THE MIDGUT OF TICK FEMALES OF THE GENUS *IXODES* (ACARINA: IXODIDAE)

L. A. Grigorieva, L. I. Amosova

Key words: *Ixodes*, midgut epithelium, peritrophic matrix.

SUMMARY

The formation of the peritrophic matrix in the midgut of females of 5 ixodid tick species (*Ixodes pacificus*, *I. pavlovskyi*, *I. persulcatus*, *I. ricinus* and *I. scapularis*) was studied by means of light and electron microscopy in different periods of the feeding and after detachment. The formation of the peritrophic matrix started when the first food portions came into the gut lumen, 9–12 hours after the attachment. Renovation of the peritrophic matrix took place during the whole feeding period; every new generation of midgut cells synthesized their own matrix. It was deposited on the apical surface of every midgut cell in the beginning of differentiation, and was functioning during the life of the cell. The peritrophic matrix separates spaces of the cavitary and cytozoic digestions.